nnales Soc. r. Zool. Belg. — T. 109 (1979) — fasc. 1 — pp. 43-65 — Bruxelles 1980

CYCLE PHÉNOLOGIQUE DE « *FOLSOMIA QUADRIOCULATA* » EN FORÊT, (INSECTE : COLLEMBOLE) (1)

par

COLETTE GRÉGOIRE-WIBO (2)
Laboratoire d'Ecologie générale et expérimentale,
Université Catholique de Louvain,
Place de la Croix du Sud 5, B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

RÉSUMÉ

Le but de l'étude est de mettre en relation les variations d'abondance et de struc-ure d'une population sauvage avec celles des facteurs mésologiques. L'interprétation pose pour une grande part sur les résultats d'études écophysiologiques réalisées précé-emment par l'auteur.

Le placeau expérimental est situé dans une chênaie mélangée (*Querceto Carpinetum* ariante *convallarietosum*). Des prélèvements de litière (horizons L et F) ont été effec-ués pendant deux ans. De la litière de Chêne, contenues dans des sacs à mailles (3 mm²) éposés au sol lors de la défeuillaison, a également été analysée. Après extraction au erlese-Tullgren, les individus ont été dénombrés et la longueur du corps de chacun 'eux mesurée à l'aide d'un micromètre oculaire.

Dans la couche L de la litière la croissance de population est intense au printemps; nsuite la population maintient un niveau d'abondance élevé jusqu'à l'automne. Cepen-ant, trois pics d'abondance marquent l'évolution des juvéniles. L'étude de la structure e taille montre une séparation nette entre une génération hivernante et une génération rintanière, suivie d'une génération estivale. Les structures de taille peuvent être regrou-ées en phénophases typiques qui se reproduisent identiques à elles-mêmes d'année en nnée. L'étude du développement en nature montre que trois générations sont possibles u cours du cycle annuel, et permet d'estimer leurs époques d'apparition. Celles-ci oïncident avec les trois pics d'abondance de la population juvénile.

La génération hivernante, G_0, apparaît à la fin de l'été. Les individus se développent ntement pendant l'hiver. La génération G_1 marque la reprise de croissance printanière e la population. Les juvéniles grandissent et atteignent le stade adulte aux mois de in et juillet. La génération G_2 apparaît au mois d'août, elle donne rapidement nais-ance à la nouvelle génération G_0 du cycle. La survie de G_0 est de 9 à 10 mois; elle vaut mois respectivement pour G_1 et G_2.

L'évolution de la couche L est discontinue à chaque défeuillaison. A ce moment la olonisation est le fait d'individus de taille moyenne qui migrent de la couche sous-acente. Cependant des individus de petite taille existent dans la couche F en hiver. ls tendent à s'agréger dans la couche plus profonde où ils sont généralement plus nom-reux que dans la couche superficielle tout au long du cycle.

Dans la litière de Chêne la croissance de population est considérablement ralentie. es structures de taille évoluent avec un léger retard par rapport à la litière avoisinante. a décomposition lente des feuilles de Chêne freine l'évolution des générations et partant a croissance de population.

---

(1) Communication présentée au IV[e] Symposium International sur les Aptérygotes, racovie, Septembre 1979.

(2) Assistante I.R.S.I.A. (Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scienti-que dans l'Industrie et l'Agriculture).

En conclusion, l'analyse révèle l'importance de trois facteurs qui régissent la phénologie de *Folsomia quadrioculata* dans la litière : le rythme thermique saisonnier, la périodicité des apports détritiques et l'état de décomposition de la litière. L'étude démontre la nécessité de joindre les observations de laboratoire à celles effectuées sur le terrain.

SUMMARY

Phenology of *Folsomia quadrioculata* in forest (Insecta : Collembola)

This work investigates the variations of population abundance and structure as they are related to mesological factors. The interpretation is based mainly upon previous results concerning the ecophysiology of the species.

The experimental site is located in an oak-hornbeam forest (*Querceto-Carpinetum convallarietosum*). Two types of samples were taken : litter and bags filled with litter. For the first type, sampling of the L- and F-layers of the litter was regularly done during two years. For the second type, oak leaves were collected in November from the trees, enclosed in meshed bags (3 sq. mm) and laid down on the floor. After extraction by means of Tullgren's funnels, individuals were counted and their body length measured. Climatic conditions were recorded and analysed.

A rapid population growth occurs during spring in the L-layer of the litter. Then the abundance is maintained at a high level until the end of the summer. But three peaks of abundance appear for the juveniles. Size structures indicate the occurrence of a spring generation followed by a summer one. As the same pattern of evolution happens each year, groups of structures are recognized and a typical mean structure is evaluated for each of them. According to the individual development in nature it appears however three generations are possible during the year. Their occurrence is predicted and this confirms they correspond to the observed peaks of abundance for the juveniles.

The overwintering generation, G_0, appears at the end of the summer, slowly develops during winter and disappears in May. Juveniles of G_1 are produced during all this period. They become adults during June and July. The G_2 generation emerges during August and gives rise directly to the new G_0 generation of the cycle. The survival of G_0 is about 9 to 10 months. It is equal to 6 months respectively for G_1 and G_2.

The evolution in the L-layer is discontinuous at each defoliation. Medium size individuals migrate to colonize the new layer. In general individuals of small size are more numerous in the F- than in the L-layer. This is particularly the case during winter.

In oak litter population growth is slow and the pattern of size structure is delayed compared with the adjacent litter. This is attributed to the slow decomposition of the oak leaves.

In conclusion three important factors are influencing the phenology of *Folsomia quadrioculata* in the litter : the seasonal cycle of temperature, the discontinuous and periodic formation of the L-layer and the state of leave decomposition. This study points out the necessity of combining laboratory and field investigations. This view allows a deeper understanding of the mechanisms of population change and persistence.

1. INTRODUCTION

A côté de certains facteurs abiotiques importants responsables des fluctuations d'abondance d'une population, la structure d'âge est le facteur intrinsèque qui influence de manière directe l'évolution numérique et en particulier le taux de croissance de la population.

Des travaux assez nombreux ont tenté de dégager des informations sur le cycle phénologique d'espèces de Collemboles. Cependant, les histogrammes de taille qu'ils établissent ne sont vraiment utiles que s'ils comptent un nombre suffisant de classes et sont estimés à de fréquents intervalles sur un ou plusieurs cycles phénologiques complets.

Parmi les travaux récents qui apportent d'intéressants et originaux aspects, il faut citer à titre d'exemple ceux de CASSAGNAU (1964 et 1973), CASSAGNAU et RAYNAL (1964), CASSAGNAU et FERRERO (1966), CASSAGNAU et FABRES (1968), CASSAGNAU et DE IZARRA (1969), CASSAGNAU et DALENS (1976), FJELLBERG (1975 et 1976), JOOSSE (1969), NIIJIMA (1971 et 1975), RAYNAL (1974), TAKEDA (1976, 1979) et TAMURA (1976). Leurs études portent sur la croissance des individus en relation avec la température, la pluviosité et des phénomènes d'adaptation, de modification dans le développement et de migration en saison défavorable à la survie, ainsi que sur le nombre, la durée et l'apparition des générations. Il faut également citer l'outil intéressant fourni par la méthode des corrélogrammes et déjà appliqué par LEBRUN (1971) et BELLIDO (1975) à l'étude de l'évolution temporelle de populations d'Oribates.

Le présent travail vise à décrire et à expliquer la phénologie d'une population sauvage à la lumière de divers facteurs liés à la population elle-même et à son environnement. Le choix de l'espèce s'est porté sur *Folsomia quadrioculata* (TULLBERG 1871), Collembole particulièrement abondant dans la litière des forêts atlantiques de Belgique.

Des études réalisées précédemment au laboratoire s'étaient dégagés des critères d'analyse de la population en vue d'estimer l'âge des individus et le sex-ratio. La croissance de la taille, le développement morphologique de l'aire génitale et les durées de développement avaient été analysés à température constante. Cependant les résultats obtenus dans les conditions très particulières du laboratoire avaient soulevé la question de leur validité dans l'interprétation des problèmes écologiques en nature. Dès lors, les durées de développement et la croissance de la taille ont également fait l'objet d'une étude à température variable. En outre, l'analyse de la fécondité et de la survie a permis d'estimer le taux intrinsèque d'accroissement de population et de dégager des mécanismes de régulation numérique.

L'ensemble de ces recherches (GRÉGOIRE-WIBO 1974, 1975, 1976 et 1977; GRÉGOIRE-WIBO & SNIDER 1977) permettent à présent d'analyser le cycle phénologique de la population dans son environnement naturel.

2. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

2.1. *Le site*

Il est localisé en Forêt de Meerdael aux environs de Louvain. Le groupement végétal est un *Querceto-Carpinetum*, variante *convallarietosum*. Un relevé phytosociologique complet du plaçeau et divers aspects pédologiques sont décrits par LEBRUN (1965).

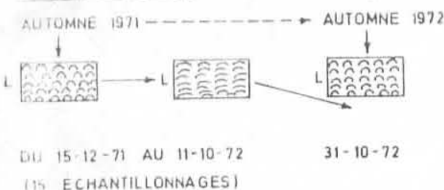
2.2. *Protocole d'échantillonnage, extraction et mesure de la taille des individus*

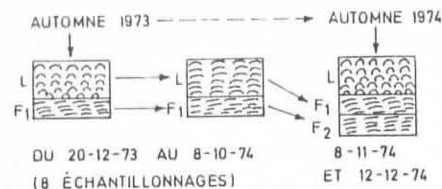
La phénologie de *Folsomia quadrioculata* est étudiée en suivant deux modalités d'échantillonnage présentées à la figure 1. Ce sont d'une part les horizons L et F de la litière et d'autre part de la litière de Chêne, contenues dans des sacs à mailles de 3 mm², d'après la technique de MIGNOLET et LEBRUN (1975).

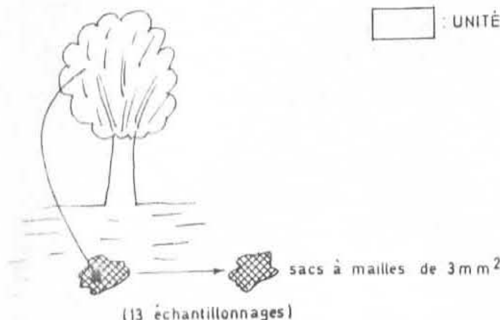
De décembre 1971 à octobre 1972, seize prélèvements ont été effectués dans la couche L de la litière. De janvier à octobre 1972 les sacs de Chêne ont été prélevés au cours de treize échantillonnages. Les couches L et F ont été examinées simultanément au cours de dix échantillonnages de décembre 1973 à décembre 1974.

Les unités prélevées (200 cm³) sont mises à l'extracteur de Berlese-Tullgren pendant une semaine. La longueur du corps de chaque individu est mesurée à l'aide

MODALITÉS D'ÉCHANTILLONNAGE



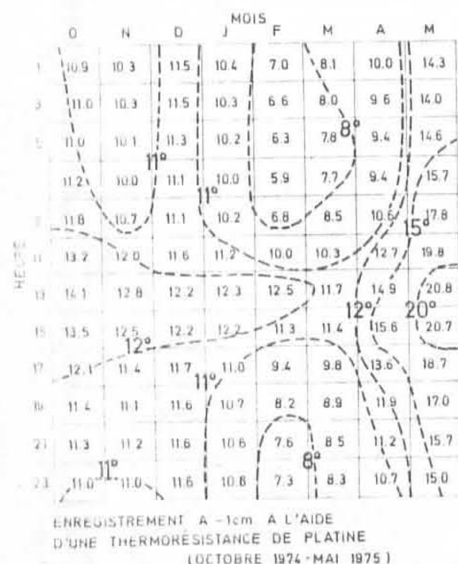




L : FANES DE LA DÉFEUILLAISON AUTOMNALE INDIQUÉE
F : COUCHES DE FERMENTATION
▭ : UNITÉ D'ÉCHANTILLONNAGE DE 200 cm³

Fig. 1 : Schéma des modalités d'échantillonnage du profil forestier et de la litière de Chêne.

THERMO-ISOPLÈTHES D'UN SOL



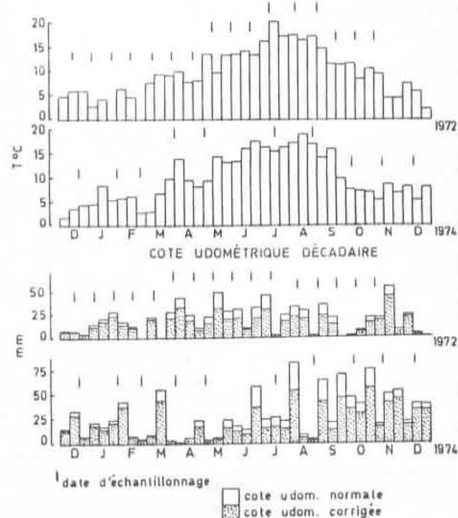


Fig. 2 : Présentation des relevés de température effectués sous couvert boisé non loin du placeau d'échantillonnage.

Fig. 3 : Relevés des conditions climatiques générales d'après le *Bulletin Mensuel de l'Institut Royal Météorologique.*

TABLEAU 1

Protocole d'échantillonnage dans les couches de la litière (L, F_1 et F_2) : dates de prélèvement, nombre d'individus mesurés, nombre d'unités d'échantillonnage

Echantillonnage	L : Litière naturelle			L : Chêne		
	Date	Nb. ind. mesurés	Nb. unités	Date	Nb. ind. mesurés	Nb. unités
1	15.12.71	154	19			
2	5. 1.72	98	19			
3	26. 1.72	166	20	24. 1.72	118	20
4	16. 2.72	238	12	14. 2.72	55	20
5	8. 3.72	777	12	6. 3.72	154	20
6	29. 3.72	667	12	27. 3.72	139	20
7	19. 4.72	694	12	17. 4.72	208	20
8	10. 5.72	466	12	8. 5.72	208	19
9	31. 5.72	1552	12	29. 5.72	345	20
10	21. 6.72	2061	11			
11	12. 7.72	1438	12	10. 7.72	324	19
12	9. 8.72	1646	12	7. 8.72	515	20
13	31. 8.72	1102	12	29. 8.72	1071	20
14	20. 9.72	1721	12	18. 9.72	678	20
15	11.10.72	1179	12	9.10.72	1095	20
16	31.10.72	106	12	30.10.72	387	20
TOTAL		14065			5297	

Echantillonnage	Date	L		F_1		F_2	
		Nb. ind. mesurés	Nb. unités	Nb. ind. mesurés	Nb. unités	Nb. ind. mesurés	Nb. unités
1	20.12.73	152	10	437	10		
2	30. 1.74	171	10	523	10		
3	26. 2.74	260	10	435	10		
4	1. 4.74	735	10	1438	10		
5	3. 5.74	868	10	1184	10		
6	15. 7.74	1592	10	1681	10		
7	23. 8.74	1756	10	3178	9		
8	8.10.74	1251	5	759	5		
9	8.11.74	143	10	1365	5	1022	5
10	12.12.74	97	6	1987	7	1336	5
TOTAL		7025		12987		2358	

d'un micromètre oculaire dont la plus petite division correspond à 40 µm. Les individus sont répartis en six classes de taille de 0.2 mm chacune.

Des données complémentaires concernant les dates précises d'échantillonnage, les nombres d'unités prélevées et les nombres d'individus mesurés sont présentées au tableau 1. Au total 41732 individus ont été mesurés. Ce grand nombre vise à augmenter la précision de l'estimation des structures de taille.

3. ÉTUDE DU MICROCLIMAT

Des mesures très précises de la température au sol ont été effectuées d'octobre 1974 à mai 1975 sous couvert boisé, non loin du placeau d'échantillonnage. Une thermosonde à fil de platine (type UF Pt 100 Ω, Comptoir Lyon-Alemand Louyot, Paris) a été utilisée. Elle est reliée à un milliampèremètre graphique Rustrak (échelle 0-1mA) qui enregistre directement la température. La linéarité en fonction de la température permet une mesure précise à l'inverse des méthodes plus anciennes (BERTHET 1960, MACFADYEN et WEBB 1968). Malgré leur attrait (PATTEE 1978) celles-ci ne peuvent servir de base à une analyse démographique précise.

Le microclimat thermique peut être avantageusement analysé à l'aide de thermo-isoplèthes (PEGUY 1961, ARLERY, GRISOLLET et GUILMET 1973). Ceux-ci tiennent compte à la fois de l'évolution diurne et saisonnière de la température. La figure 2 met en évidence les températures moyennes mensuelles relevées toutes les deux heures d'octobre à mai. Les isoplèthes à 1 cm de profondeur en sont déduits. Il ressort du diagramme un hiver particulièrement doux, marqué par un léger refroidissement en février et mars.

Les conditions climatiques globales permettant de comparer les deux années 1972 et 1974 sont fournies par l'Institut Royal Météorologique (*Bull. Mens. Inst. R. Mét.*). La figure 3 indique la température moyenne décadaire de l'air et la cote udométrique moyenne en mm d'eau. En hachuré sont estimées les cotes udométriques corrigées en tenant compte de l'interception saisonnière due au développement des frondaisons (NOIRFALISE 1962, LEBRUN 1971). Par rapport à l'année 1972, l'année 1974 a joui d'un hiver plus doux, suivi d'un printemps plus sec, d'un été et notamment d'un automne extrêmement pluvieux.

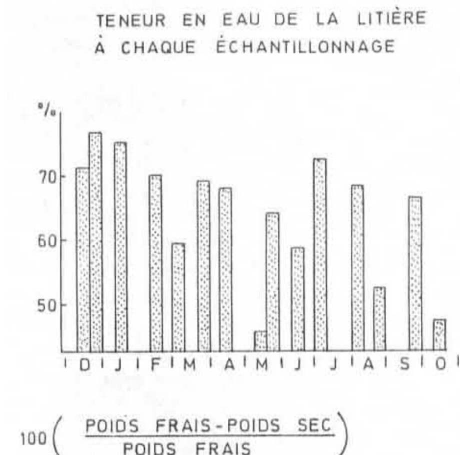
Les époques de pluviosité faible réduisent la teneur en eau de la litière. La figure 4 montre à quel point la litière superficielle est soumise à d'importantes variations hydriques. A plusieurs occasions la teneur en eau de la litière s'est abaissée à moins de 50 % du poids frais. Les études de VANNIER (1973) ont mis en évidence le comportement de fuite de Microarthropodes soumis à un dessèchement progressif du sol. TAKEDA (1978) a montré les changements saisonniers de la distribution verticale en relation avec la teneur en eau. Il sera tenu compte de ce facteur dans la discussion des variations d'abondance de la population.

La figure 5 montre l'évolution journalière des températures maximales et minimales. Elles serviront de base à l'interprétation de l'analyse. En effet, elles permettent d'estimer mieux que la température moyenne les durées réelles de développement en nature (GRÉGOIRE-WIBO, 1976).

4. PHÉNOLOGIE DANS L'HORIZON L DE LA LITIÈRE

4.1 *Abondance*

A la figure 6 les deux séries phénologiques observées ont été reportées sur la même échelle de temps afin de mieux visualiser l'évolution générale de l'abondance



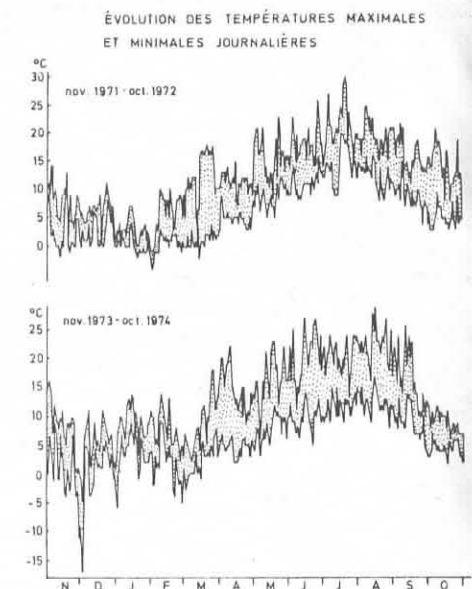
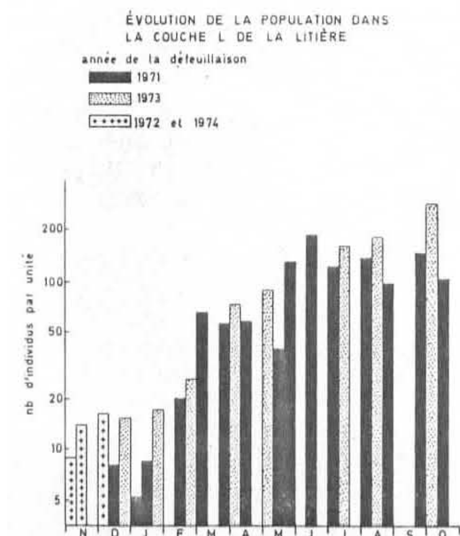


Fig. 4 : Variation des conditions hydriques dans la couche L de la litière en 197
Fig. 5 : Données climatologiques servant de base à l'étude des durées de développ ment en nature, d'après les relevés journaliers des enregistrements de l'I stitut d'Astronomie et de Géophysique à Louvain-la-Neuve.



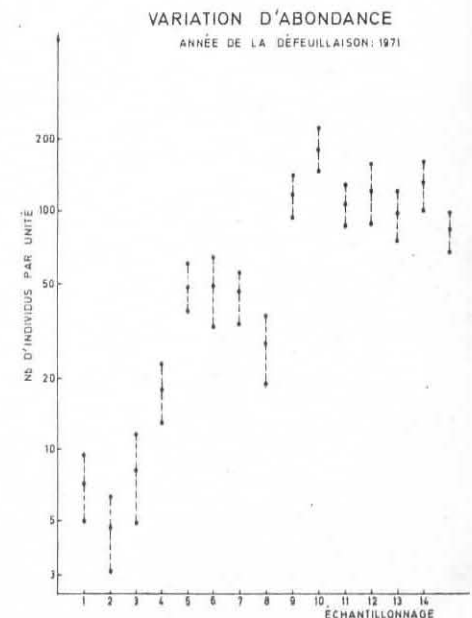


Fig. 6 : Les échantillonnages des séries phénologiques sont chronologiquement imbr qués.
Fig. 7 : Intervalle de confiance au seuil 0.95.

dans la couche L. Les intervalles de confiance au seuil 0.95 sont indiqués à la figure 7 pour la série L formée en 1971.

La litière fraîchement tombée est lentement colonisée aux mois de novembre et décembre. Au cours du mois de février s'amorce la croissance de la population qui se poursuit jusqu'en été. Au début de l'automne le niveau de densité est élevé dans la couche L. A la défeuillaison son évolution se poursuit sous la nouvelle couche L qui se forme et qui est colonisée à son tour à partir de l'ancienne. L'évolution dans la couche L est essentiellement discontinue.

La comparaison des deux séries phénologiques fait apparaître des différences relativement importantes en décembre et janvier : la densité est deux fois plus élevée lors de l'hiver doux 1973-1974 qu'au cours de l'hiver plus froid 1971-1972. Au printemps et en été, les deux séries présentent des densités voisines de 60 individus en avril et 150 en juillet.

La figure 8 montre l'évolution de l'abondance au niveau de chaque classe de taille. Des variations importantes se manifestent chez les individus les plus petits. Notamment trois pics d'abondance se dessinent en juin, en août et en septembre chez les individus de classe 1. La difficulté réside dans la distinction éventuelle entre les variations dues aux conditions microclimatiques et celles dues à la structure même de la population. En effet, ces trois pics d'abondance peuvent correspondre à l'apparition des juvéniles de trois générations successives. La confirmation de cette hypothèse est basée sur l'étude de la structure de taille jointe à celle de l'écologie du développement en nature.

4.2. *Structure de taille*

L'évolution de la structure de taille de la population peut être visualisée à l'aide d'un modèle à trois dimensions (abondance, classe de taille, temps), représenté à la figure 9 pour l'année 1971-1972.

Cependant, au cours des deux années d'échantillonnage la population traverse une même succession de structures de taille. Celles qui correspondent les deux années aux mêmes états dynamiques peuvent dès lors être groupées comme proposé à la figure 10.

Le premier groupe de structures est relatif à l'état de la population au moment et peu de temps après la défeuillaison. Les individus qui colonisent la litière sont de taille moyenne. Ils constituent la génération hivernante G_0. Ensuite ils grandissent tandis qu'apparaissent dès le mois de février des individus de petite taille appartenant à une nouvelle génération, soit G_1. Les individus de G_0 disparaissent pendant la croissance de ceux de G_1. Cette croissance se poursuit jusqu'au début de l'été. A ce moment la population est dès lors caractérisée par un groupe de structures aplanies, observées les deux années. Ensuite, brusquement, des individus de petite taille font à nouveau leur apparition. Ils représentent une proportion élevée du milieu de l'été jusqu'au début de l'automne. L'état automnal qui précède la défeuillaison se caractérise à nouveau par des individus de taille moyenne, traduisant le ralentissement du développement et de la reproduction.

A la figure 11 une structure moyenne est estimée par groupe et mise en relation avec la phénologie végétale et la croissance de population.

4.3. *Écologie du développement*

L'analyse est basée sur l'ensemble des résultats obtenus en élevage à température constante et variable (Grégoire-Wibo 1974, 1976 et 1977).

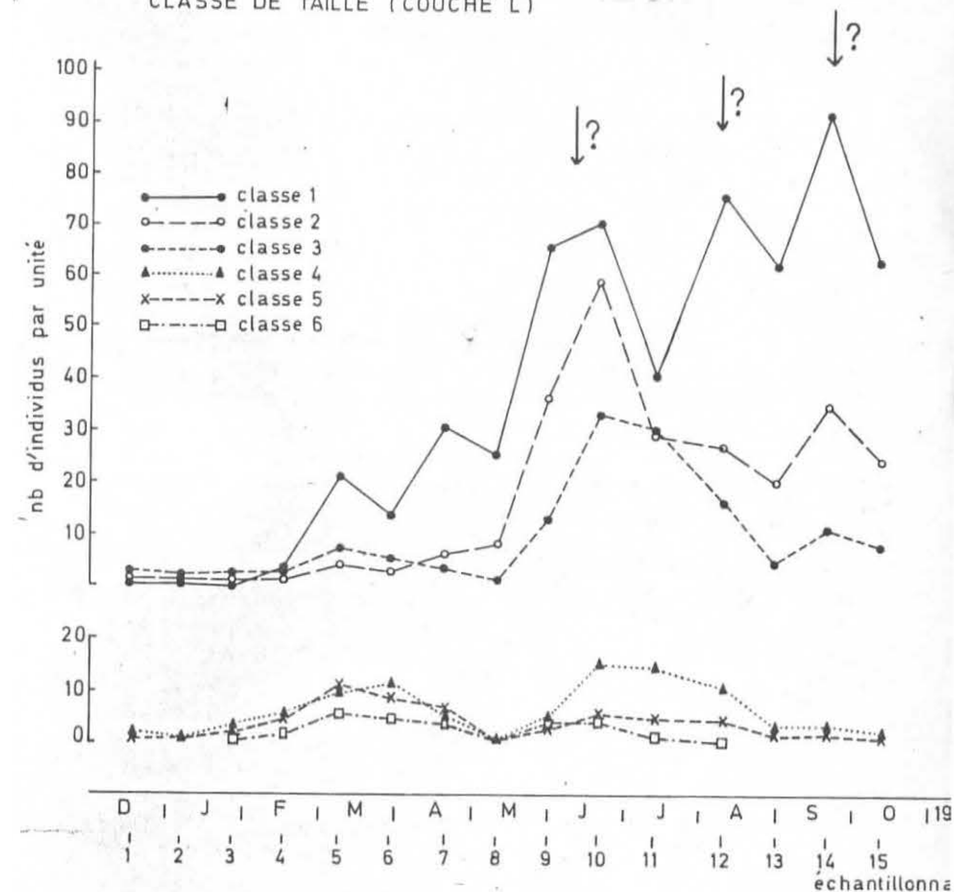
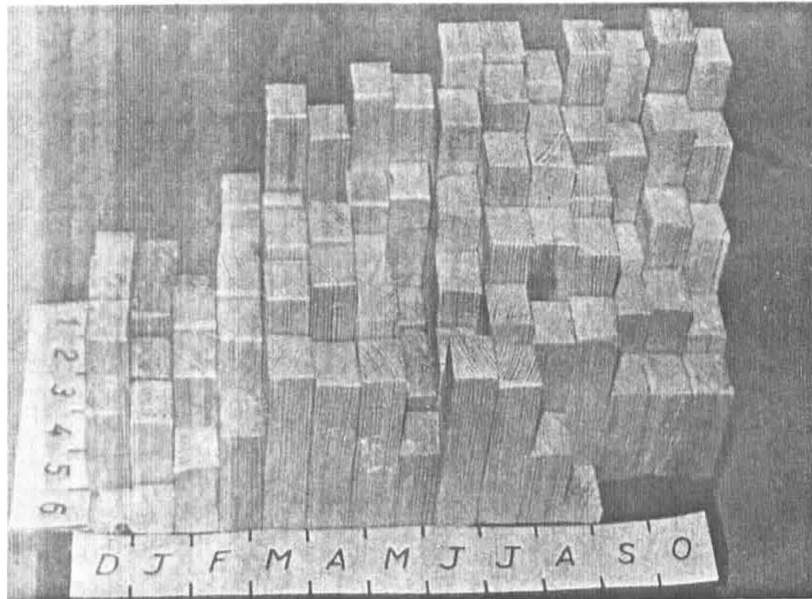
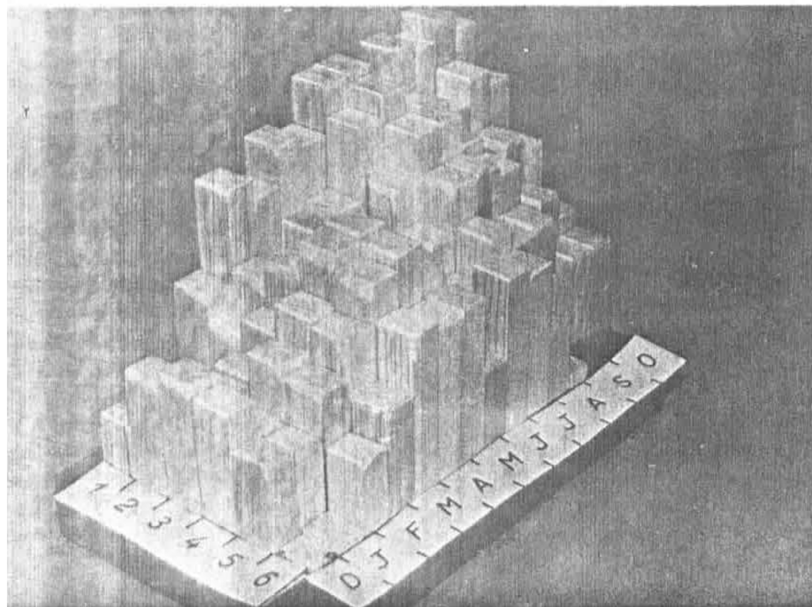


Fig. 8 : ↓? : époques d'apparition des juvéniles de trois générations successives.





Abondance en fonction de la classe de taille (1 à 6) et du temps (mois). Axe vertical logarithmique.

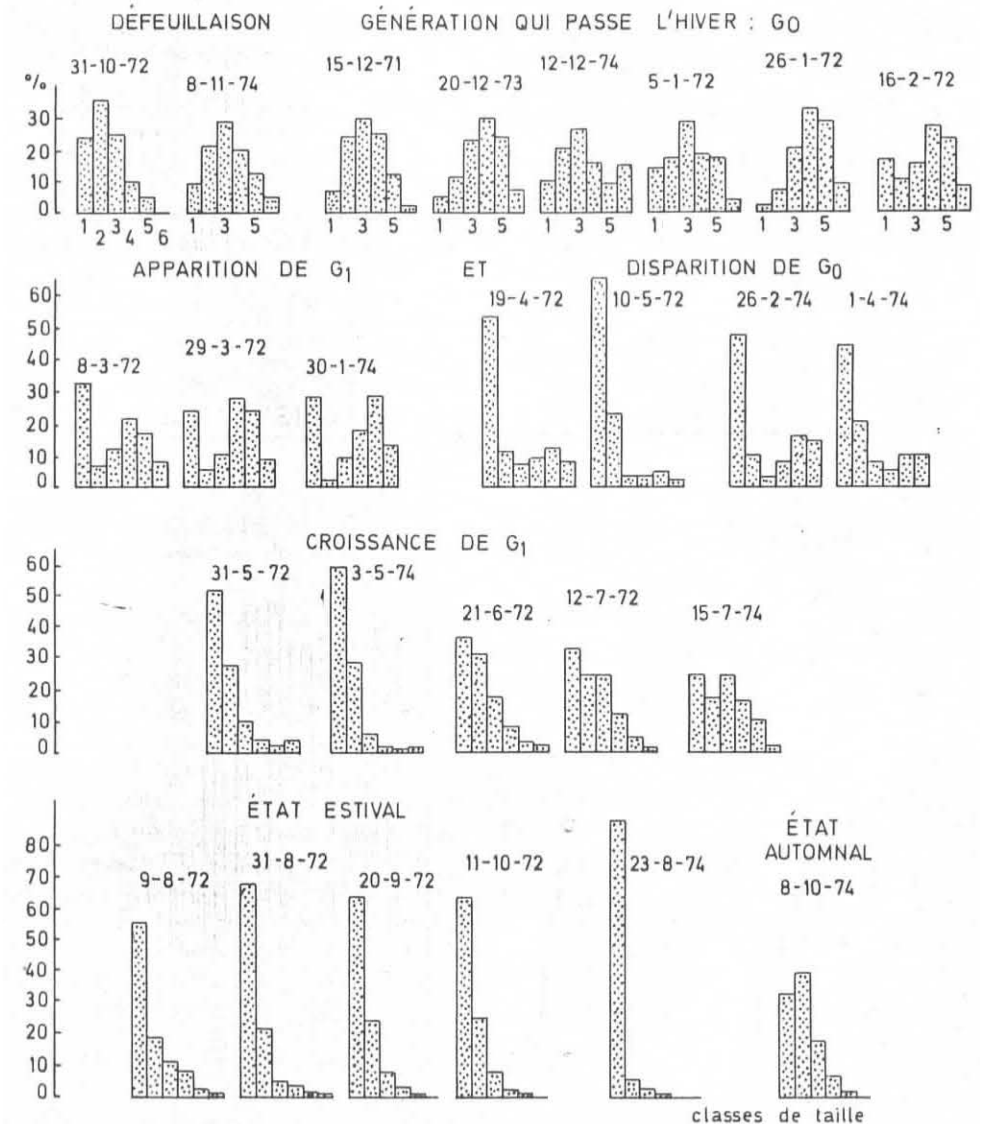


Fig. 10 : Ensemble des structures de taille obtenues au cours des deux séries phénologiques et états caractéristiques.

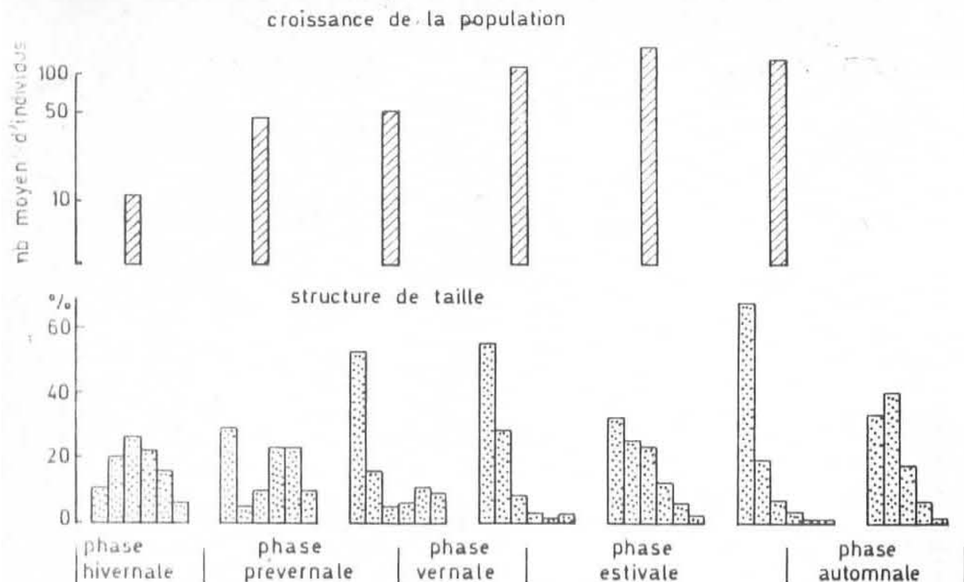


Fig. 11 : Structures de taille moyennes et croissance de population au cours du cycle phénologique.

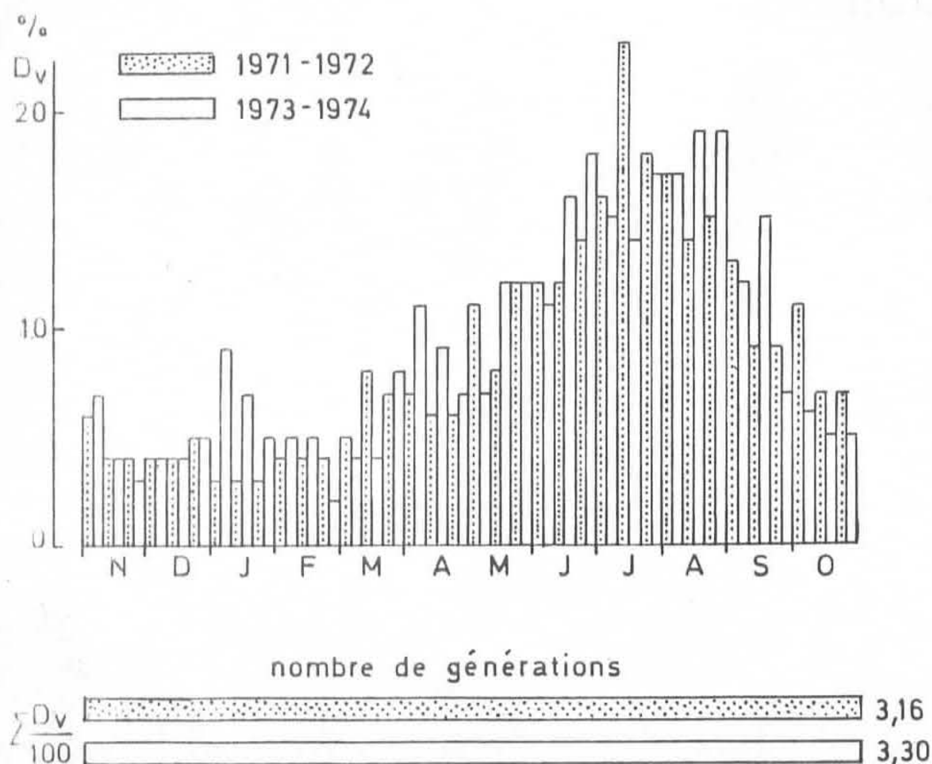


Fig. 12 : Durée de développement réalisée par décade exprimée en pourcent de la durée du cycle vital complet (D_v) et estimation du nombre de générations

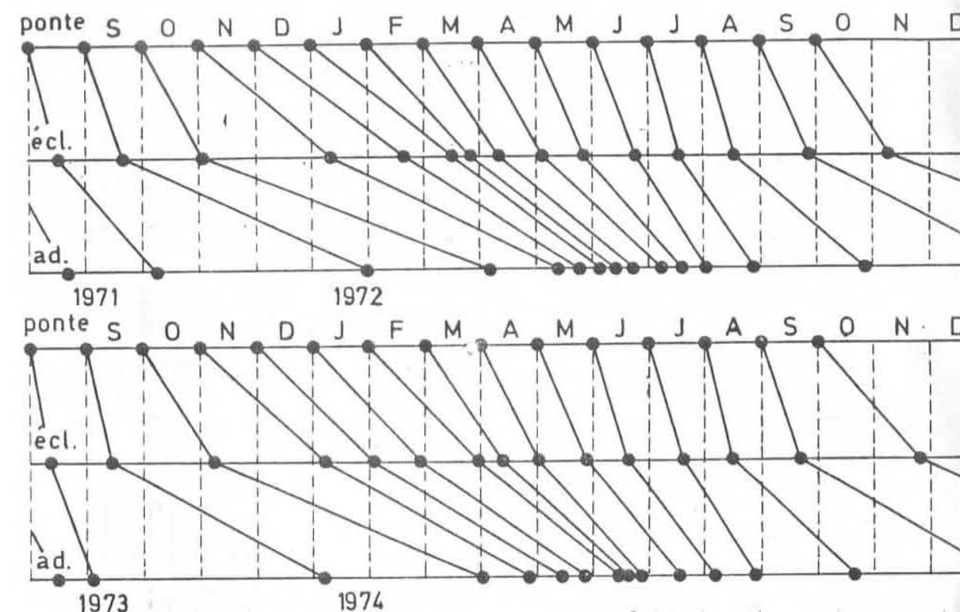


Fig. 13 : Abaques des dates d'éclosion (écl.) et des dates de la maturité sexuelle (a en fonction des dates de ponte en nature au cours de deux années.

Les températures maximales et minimales journalières (figure 5) sont utilis pour estimer les durées de développement de l'œuf à l'adulte ou durée du cy vital (D_v) en nature. A la figure 12 est représentée la durée du cycle vital (exprin en pourcent de la durée totale), réalisée en dix jours tout au long des deux cyc annuels. La somme normalisée à l'unité permet d'évaluer le nombre possible générations durant un cycle phénologique complet. Les trois générations postul précédemment sont confirmées par les valeurs estimées : 3.16 générations de vembre 1971 à octobre 1972 et 3.30 générations pour le second cycle. Si le nom de générations annuelles se voit ainsi vérifié il reste néanmoins à préciser l époque d'apparition.

Dans ce but un abaque est établi qui permet de prédire à quel moment œufs pondus au début de chaque mois vont éclore et les jeunes issus de ceux atteindre le stade adulte. Ainsi la durée du cycle vital en nature peut être visuali à n'importe quelle époque de l'année (figure 13).

La succession des générations est ensuite prédite sur la base de cet abac et au départ des œufs pondus par les adultes de G_0 présents dans la litière en hi et au début du printemps (figure 14). Les œufs pondus par G_0 éclosent de mar mai. Les jeunes parviennent au stade adulte en juin et juillet. Durant cette péri a lieu le développement et l'éclosion des œufs de la deuxième génération. Les jeu éclos atteignent rapidement le stade adulte. La génération suivante apparaît mois de septembre. Le développement des individus se poursuivra lentement p dant l'hiver.

ÉCOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DE TAILLE DE LA POPULATION DANS LA LITIÈRE FORESTIÈRE (COUCHE L)

développement

G_1 G_2 G_0

J F M A M J J A S O

structure de taille

développement

G_1 G_2 G_0

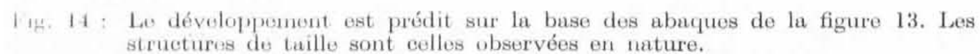
J F M A M J J A S O

structure de taille

E : ÉCLOSION

A : ADULTE

CLASSE DE TAILLE : 1 : 2 : 3 à 6


Fig. 14 : Le développement est prédit sur la base des abaques de la figure 13. Les structures de taille sont celles observées en nature.

STRUCTURE D'ÂGE

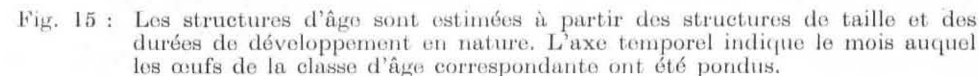
CLASSE D'ÂGE = 1 MOIS

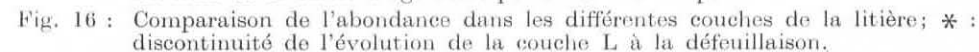
ÉVOLUTION DE LA POPULATION DANS LES COUCHES L ET F DE LA LITIÈRE

feuilles tombées en octobre 1973

litière sous-jacente

feuilles tombées en octobre 1974


Fig. 15 : Les structures d'âge sont estimées à partir des structures de taille et des durées de développement en nature. L'axe temporel indique le mois auquel les œufs de la classe d'âge correspondante ont été pondus.


Fig. 16 : Comparaison de l'abondance dans les différentes couches de la litière; ✱ : discontinuité de l'évolution de la couche L à la défeuillaison.

STRUCTURE DE TAILLE DE LA POPULATION

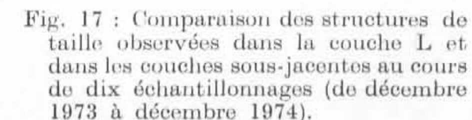
feuilles tombées en octobre 1973

litière sous-jacente

feuilles tombées en octobre 1974

DISTRIBUTION VERTICALE

Fig. 18 : Distribution de l'abondance en fonction des classes de taille (classes 1 à 6), des couches de la litière (L, F_1 et F_2) et du temps (de décembre 1973 à décembre 1974).


Fig. 17 : Comparaison des structures de taille observées dans la couche L et dans les couches sous-jacentes au cours de dix échantillonnages (de décembre 1973 à décembre 1974).

Ainsi l'étude du développement en nature permet de situer chacune des générations et en particulier la succession de deux générations en été.

Les mêmes phénomènes caractérisent l'année 1974, avec cependant un léger décalage dû aux températures plus clémentes de l'hiver.

4.4 *Structure d'âge*

La relation entre la taille et l'âge est décrite par ailleurs (GRÉGOIRE-WIBO 1976). La méthode d'estimation de l'âge, bien qu'approximative, offre toutefois l'avantage de donner des informations sur la survie des générations.

Les structures d'âge sont représentées à la figure 15. Les classes d'âge valent un mois. Chacune d'elles est caractérisée par le mois auquel les œufs dont elle provient ont été pondus et par la génération à laquelle elle appartient. L'âge zéro correspond à la ponte. Les jeunes de la génération G_0 éclosent à partir de la fin du mois d'août; les individus passent l'hiver, donnent naissance à une nouvelle génération, G_1, dès le mois de janvier et février, et ensuite disparaissent vers le mois de mai. La survie est de 9 à 10 mois et la durée du cycle vital de 5 à 6 mois. La génération G_1 est essentiellement printanière; elle donne naissance à la première génération estivale, G_2, dont les œufs sont pondus dès juin, puis elle disparaît en juillet. G_2 produit la nouvelle génération G_0 du cycle et persiste jusqu'en décembre. La survie respective de G_1 et G_2 est de 6 mois tandis que le cycle vital est de 4 à 5 mois pour G_1 et réduit à 2 mois pour G_2.

5. COMPARAISON DES HORIZONS L ET F DE LA LITIÈRE

La figure 16 permet de comparer l'évolution de l'abondance dans les couches L et F. La couche L est progressivement colonisée par des individus provenant des couches sous-jacentes, tandis que la couche F_1 est issue de la litière tombée l'année précédente. Lorsque celle-ci est recouverte de litière fraîche au début de l'automne, elle présente encore un niveau d'abondance élevé. La fin novembre 1973 fut marquée par de fortes gelées, absentes par ailleurs en 1974. A l'automne de cette année, l'abondance dans la couche F a pu se maintenir au niveau atteint avant la défeuillaison dans la couche L.

La comparaison des structures de taille (figure 17) montre que les juvéniles persistent en novembre et décembre dans la couche inférieure. Ceci laisse supposer que des jeunes éclosent dans celle-ci, tandis que des individus de plus grande taille colonisent la litière fraîche. De même lors de la reprise de croissance de la population, une proportion plus importante de juvéniles apparaît plus tôt dans la couche F_1 que dans la couche L. La structure estivale aplanie de la couche L n'est pas apparue aussi nettement dans la couche F, à moins qu'elle se soit manifestée plus tôt en juin entre deux échantillonnages ou que les générations soient moins nettement séparées du fait de la présence de juvéniles en hiver. La couche F_2 présente à l'automne la même structure de taille que la couche F_1.

La figure 18 indique l'évolution de la répartition verticale de chaque classe de taille. Dans l'ensemble la proportion des individus est plus élevée dans la couche F que dans la couche L. Cette différence est d'autant plus marquée que les individus sont plus petits et notamment à certaines époques précises correspondant à la colonisation de la couche L en novembre et décembre.

Chez les Oribates divers auteurs (BELLIDO 1975, MITCHELL 1978) ont déjà montré la préférence des immatures pour les couches plus profondes et plus décom-

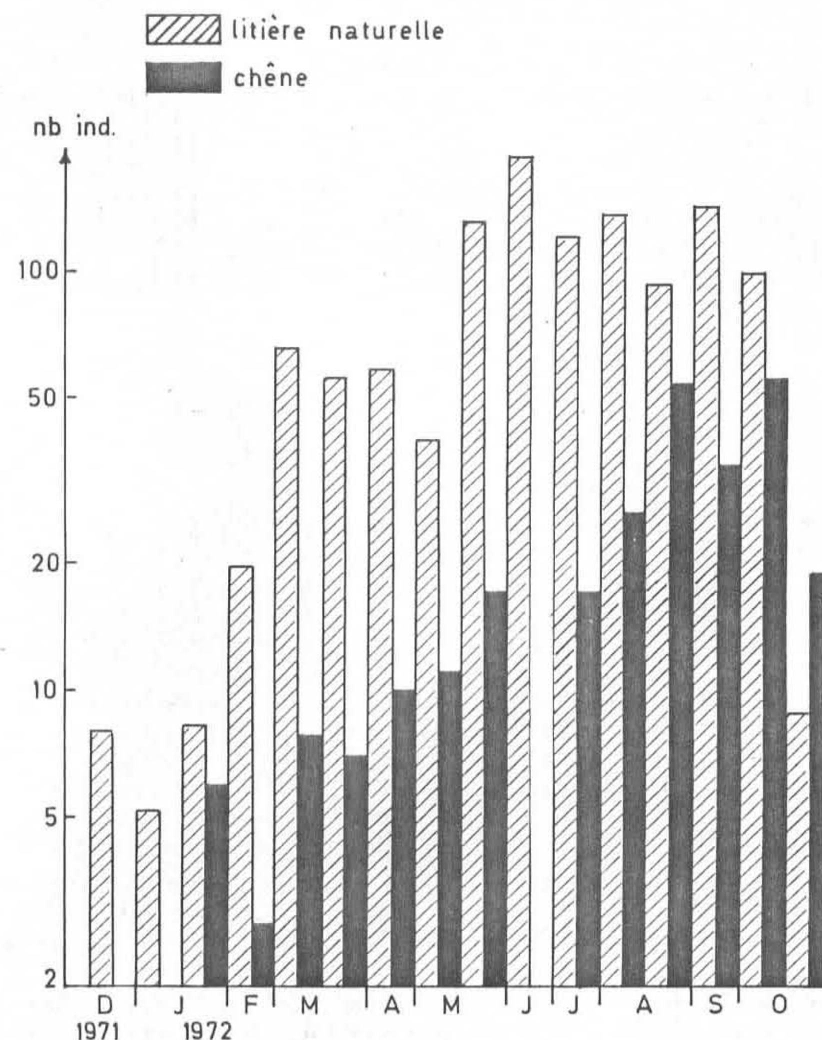


Fig. 19 : Comparaison de l'abondance dans la litière de Chêne contenue dans des sacs à mailles et dans la litière naturelle avoisinante.

posées. En outre, chez les Collemboles comme chez les Oribates, les juvéniles montrent une plus forte tendance à l'agrégation que les adultes (USHER 1976). La colonisation de la litière superficielle est donc le fait d'individus de plus grande taille qui sont également plus mobiles. La distribution décrite rejoint celle déjà observée par USHER (1970) chez *Folsomia quadrioculata*.

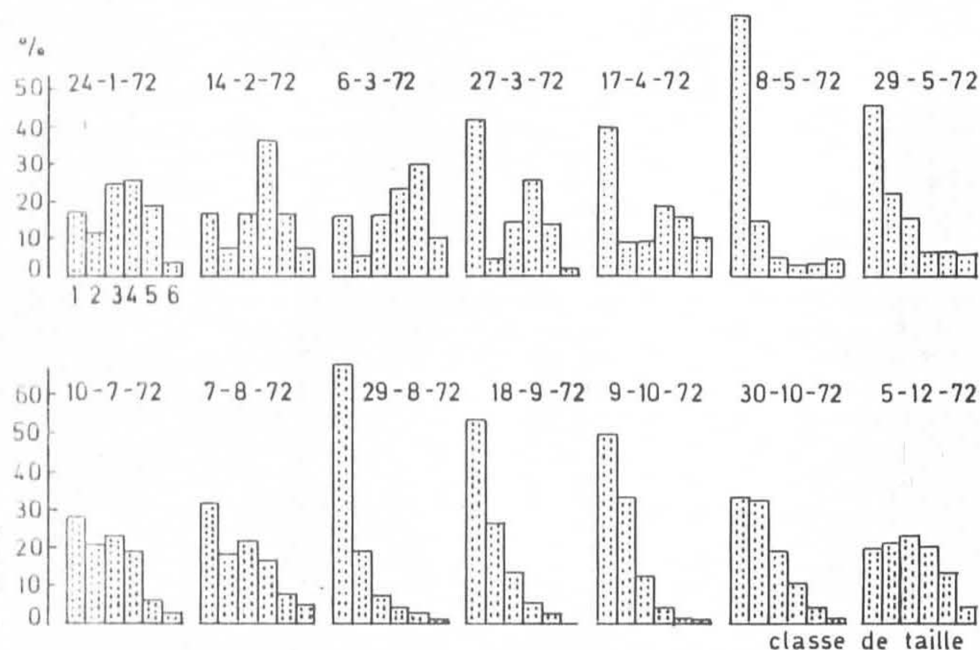


Fig. 20 : La structure de taille obtenue dans la litière de Chêne est à comparer à celle obtenue dans la litière naturelle avoisinante (figure 10).

6. PHÉNOLOGIE DANS LA LITIÈRE DE CHÊNE

Ces observations s'inscrivent dans le cadre d'une étude de la décomposition des litières en relation avec leur colonisation par les Microarthropodes et la Microflore (MIGNOLET 1975, MIGNOLET et LEBRUN 1975). L'intérêt de joindre les études autécologiques à celles de la décomposition est souligné par WEBB (1978).

Comparée à la densité de la litière naturelle, celle de la litière de Chêne contenue dans des sacs de nylon est nettement moindre tout au long du cycle (figure 19). Cette abondance faible serait due à la « dureté » des feuilles de Chêne, pauvres en cations bivalents et riches en cellulose. Leur décomposition lente est liée à une capacité d'hydratation faible (MIGNOLET 1975).

Les structures de taille (figure 20) ne diffèrent pratiquement pas de celles observées dans la litière avoisinante sauf au début du mois d'août. La structure est encore aplanie alors que les juvéniles de la génération G_2 sont déjà présents dans la litière avoisinante. Ce décalage est dû au retard dans la décomposition des feuilles de Chêne par rapport à la litière. Cette décomposition lente freine l'évolution des générations et partant la croissance de population.

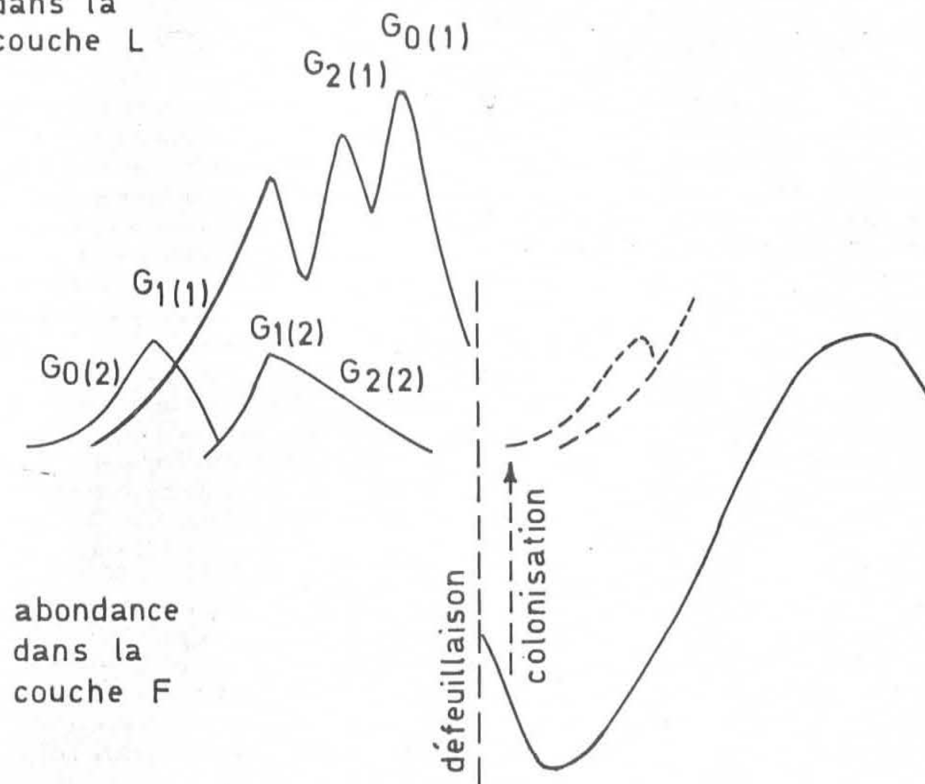


Fig. 21 : Succession des générations (G_0, G_1 et G_2) indiquée par l'abondance des juvéniles de classe de taille (1) et par celle des individus de grande taille (2) dans la couche L; formation de la couche F et colonisation de la nouvelle couche L à la défeuillaison.

7. DISCUSSION ET CONCLUSIONS : SYNTHÈSE DU RYTHME PHÉNOLOGIQUE ET DE L'ABONDANCE DANS LES COUCHES DE LA LITIÈRE

La figure 21 résume à l'aide d'un schéma les traits essentiels de la phénologie de *Folsomia quadrioculata*. Elle montre la succession des générations, l'apparition des juvéniles et des adultes de chacune d'elles et la colonisation des feuilles fraîchement tombées.

L'évolution des couches de la litière est soumise à des discontinuités qui résultent des apports détritiques de l'automne et se manifestent principalement dans la couche L. Chaque année l'abondance minimale dans celle-ci se produit au moment de la défeuillaison lorsque les feuilles tombées sont progressivement colonisées par les individus de G_0 en train de se développer dans la couche sous-jacente. La population croît lorsqu'éclosent les œufs pondus pendant la période hivernale. Elle atteint son abondance maximale en été. La croissance de population est marquée de trois pics d'abondance des juvéniles. L'analyse des structures de taille jointe à celle de l'écologie du développement confirme que les trois pics coïncident avec l'apparition de trois générations successives. La survie de la génération hivernante est de 9 à 10 mois et son cycle vital de 5 à 6 mois. Le cycle vital est raccourci pour les générations G_1 (4 à 5 mois) et G_2 (2 mois). Leur survie respective est approximativement égale à 6 mois. La réduction de la durée du cycle vital s'accompagne d'une diminution de la durée de vie. Il s'agit là d'un mécanisme de persistance déjà étudié chez d'autres espèces de Collemboles (GRÉGOIRE-WIBO et SNIDER en préparation).

En effet, les différentes générations ont une histoire particulière, influencée par la température et adaptée aux phases de croissance et de décroissance de la population. L'apparition de G_0 survient juste avant une longue période froide durant laquelle les activités biologiques sont ralenties. Ceci entraîne le déclin de la population. Cependant les individus qui survivent sont favorisés tout au long de l'hiver par une durée de vie allongée. A la fin de l'hiver, les individus sont âgés de plusieurs mois mais achèvent seulement leur développement postembryonnaire. Ils sont alors capables de se reproduire massivement et plusieurs fois. Au printemps, la température accélère le développement et dès lors les individus sont matures à un âge plus précoce : leur longévité est toutefois raccourcie et leurs ovopositions moins nombreuses. Cette étape caractérise la génération G_1 ou la phase de croissance de la population. Le phénomène atteint son intensité maximale à la génération G_2 dont l'évolution n'est pas loin du « big bang » (GADGIL et BOSSERT 1970). Ces considérations permettent de souligner la grande adaptation de l'espèce aux variations saisonnières de l'environnement. Elles s'inspirent dans leurs grandes lignes des théories proposées notamment par LEWONTIN (1965) et MERTZ (1971).

La couche F prolonge la couche L au moment de la défeuillaison sans discontinuité nette dans son évolution. L'abondance y décroît pendant l'hiver et suit au printemps une croissance d'allure identique à celle de la couche L.

Si la population de la litière semble essentiellement dépendre de la périodicité des apports détritiques et du rythme microclimatique, elle est également influencée par son environnement nutritif. Lorsque la décomposition est moins avancée ou ralentie (couche L et feuilles de Chêne par rapport à la couche F), la succession des générations est moins rapide. La vitesse de colonisation d'une litière en décomposition est liée à l'état dynamique de la population, lui-même influencé par l'alimentation qui lui est offerte. SNIDER (1971) ainsi que BOOTH et ANDERSON (1979) ont déjà fait remarquer que la qualité de la nourriture affecte la croissance et la fécondité chez les Collemboles.

L'interprétation des fluctuations d'abondance n'a pas fait appel aux variations occasionnelles des conditions hydriques de la litière. Il est en effet apparu que la succession des générations plus que l'état d'hydratation de la litière détermine l'évolution numérique de la population. VANNIER (1978) souligne d'ailleurs les réactions d'indépendance de la microfaune vis-à-vis de l'état hydrique du sol pour autant que la disponibilité en eau n'atteigne pas un seuil critique.

En conclusion, l'analyse révèle l'importance de trois facteurs qui régissent la phénologie de *Folsomia quadrioculata* dans la litière : la périodicité des apports détritiques, le rythme thermique saisonnier et l'état de décomposition de la litière.

Cette étude de la dynamique d'une population en forêt démontre la nécessité de joindre les observations de laboratoire à celles effectuées sur le terrain. En écologie du sol cette optique permet de mieux comprendre les mécanismes de variations et de persistance des populations.

8. REMERCIEMENTS

Mes remerciements les plus cordiaux s'adressent au Professeur Ph. LEBRUN et à tous les membres du laboratoire ainsi qu'à Mme S. ÉVRARD-DEGENEFFE et à Mr. E. JAL qui ont réalisé la dactylographie et les figures.

9. BIBLIOGRAPHIE

ARLERY, R., GRISOLLET, H. et GUILMET, B. (1973) — *Climatologie, méthodes et pratiques*. Gauthier-Villars, Paris, 1-434.

BELLIDO, A. (1975) — Etude morphologique et écologique de *Carabodes willmanni* Bernini 1975 (*Acari, Oribatei*) dans une formation pionnière de la lande armoricaine. *Thèse 3e cycle*, Université Rennes. Série C (130), n° 394, 1-79.

BERTHET, P. (1960) — La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. *Vegetatio* 9, 197-204.

BOOTH, R. G. and ANDERSON, J. M. (1979) — The influence of fungal food quality on the growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola : Isotomidae). *Oecologia* **38**, 317-323.

CASSAGNAU, P. (1964) — Ecologie et biologie des Symphypléones épigés de la haute vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Rev. Ecol. Biol. Sol* **1**, 451-500.

CASSAGNAU, P. (1973) — Les populations d'*Hypogastrura tullbergi* (Collemboles) dans la moitié orientale des Pyrénées : écologie et cycle de développement. *Pirineos* **108**, 93-100.

CASSAGNAU, P. et DALENS, H. (1976) — Cycle phénologique et analyse expérimentale de quelques caractères biologiques dans trois populations d'*Hypogastrura tullbergi* (Collembole). *Vie Milieu*, **26**, 163-178.

CASSAGNAU, P. et de IZARRA, D. C. (1969) — Contribution à l'étude des écomorphoses : IV. Sur la signification de la forme *crassispina* chez *Ceratophysella armata* var. *attenuata* Cassagnau (Collembole Poduromorphe). *Bull. Soc. Zool. France*, **94**, 243-250.

CASSAGNAU, P. et FABRES, G. (1968) — Contribution à l'étude des écomorphoses : III. Cycle phénologique et étude expérimentale chez deux espèces du genre *Isotoma* (Collemboles, Isotomidae). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **5**, 445-491.

CASSAGNAU, P. et FERRERO, J. (1966) — Contribution à l'étude des écomorphoses : II. Phénologie comparée de quatre races d'*Hypogastrura purpurescens* (Collembole Poduromorphe). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3**, 223-240.

CASSAGNAU, P. et RAYNAL, G. (1964) — Contribution à l'étude des écomorphoses : I. Développement de deux races d'*Hypogastrura tullbergi* (Collembole Poduromorphe). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **1**, 1-20.

FJELLBERG, A. (1975) — Organization and dynamics of Collembola populations on Hardangervidda. In : F. E. WIELGOLASKI ed. *Ecological Studies. Analysis and Synthesis*, Vol. 17. Fennoscandian Tundra Ecosystems, part 2. Springer Verlag, 73-79.

FJELLBERG, A. (1976) — Cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* Schött 1893 (*mucronata* Axelson 1900) syn. nov. (Collembola Isotomidae). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **13**, 381-384.

GADGIL, M. and BOSSERT, W. H. (1970) — Life historical consequences of natural selection. *Amer. Natur.*, **104**, 1-24.

GRÉGOIRE-WIBO, C. (1974) — Bioécologie de *Folsomia quadrioculata* (Tullberg). *Pedobiologia*, **14**, 199-207.

GRÉGOIRE-WIBO, C. (1975) — Bioécologie et dynamique de population de Collemboles. *Dissertation*. Université de Louvain, Inédit, 1-217.

GRÉGOIRE-WIBO, C. (1976) — Durées de développement et croissance de *Folsomia quadrioculata* (Tullberg) en élevage à température constante et en rythme nycthéméral. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **13**, 491-503.

GRÉGOIRE-WIBO, C. (1977) — Aspects bioécologiques du cycle vital de *Folsomia quadrioculata* (Insecte : Collembole). *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, **107**, 11-24.

GRÉGOIRE-WIBO, C. and SNIDER, R. M. (1977) — The intrinsic rate of natural increase : its interest to ecology and its application to various species of Collembola. In : U. LOHM and T. PERSSON ed., *Soil organisms as components of ecosystems. Ecol. Bull.*, *25*, 442-448.

GRÉGOIRE-WIBO, C. and SNIDER, R. M. (en préparation) — Temperature-related mechanisms of population persistence in *Folsomia candida* and *Protaphorura armata*.

JOOSSE, N. F. (1969) — Population structure of some surface dwelling Collembola in a coniferous forest soil. *Neth. J. Zool.*, **19**, 621-634.

LEBRUN, Ph. (1965) — Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique. *Mém. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, **153**, 1-96.

LEBRUN, Ph. (1971) — Ecologie et biocénotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, **165**, 1-203.

LEWONTIN, R. C. (1965) — Selection for colonizing ability. In : BAKER, H. G. & STEBBINS, G. L. ed. *The genetics of colonizing species*. Academic Press, N.Y., 77-91.

MACFADYEN, A. and WEBB, N. R. C. (1968) — An improved temperature integrator for use in ecology. *Oïkos*, **19**, 19-27.

MERTZ, D. B. (1971) — Life history phenomena in increasing and decreasing populations. In : PATIL, G. P., PIELOU, E. C. & WATERS, W. E. ed. *Statistical Ecology*, **2**, Penn. State Univ. Press, University Park, 361-399.

MIGNOLET, R. (1975) — Ecologie des Microarthropodes associés à la décomposition des litières de forêt. *Dissertation*, Université de Louvain, Inédit, 1-136.

MIGNOLET, R. et LEBRUN, Ph. (1975) — Colonisation par les Microarthropodes du sol de cinq types de litière en décomposition. In : VANEK, J., *Progress in soil Zoology*. Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, 261-281.

MITCHELL, M. J. (1978) — Vertical and horizontal distributions of Oribatid mites (*Acari : Cryptostigmata*) in an aspen woodland soil. *Ecology*, **59**, 516-525.

NIJIMA, K. (1971) — Seasonal changes in Collembolan populations in a warm temperature forest of Japan. *Pedobiologia*, **11**, 11-26.

NIJIMA, K. (1975) — Seasonal changes in Collembolan populations in a warm temperature forest of Japan. II. Population dynamics of the dominant species. *Pedobiologia*, **15**, 40-52.

NOIRFALISE, A. (1962) — Influence de quelques types de forêts sur le bilan des eaux d'infiltration. *La technique de l'eau*, Liège, 1-10.

PATTÉE, E. (1978) — Un indice thermique utile en écologie. I. La mesure de la température par la méthode de l'inversion du saccharose. *Bull. Ecol.*, **9**, 253-258.

PÉGUY, Ch. P. (1961) — *Précis de climatologie*. Masson Paris, 1-347.

RAYNAL, G. (1974) — Influence de l'humidité du substrat sur l'apparition de la neutralisation phénotypique chez *Bourletiella radula* (Collembola Sminthuridae). *Pedobiologia*, **14**, 182-190.

SNIDER, R. J. (1971) — Dietary influence on the growth and fecundity of *Onychiurus justi* (Denis), (Onychiuridae : Collembola). *Ann. Zool., Ecol. anim.* INRA publ., 71/7. Paris, 225-234.

TAKEDA, H. (1976) — Ecological studies of Collembolan populations in a pine forest soil. I. The life cycle and population dynamics of *Tetracanthella sylvatica* Yosii. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 117-132.

TAKEDA, H. (1978) — Ecological studies of Collembola population in a pine forest soil. II. Vertical distribution of Collembola. *Pedobiologia*, **18**, 22-30.

TAKEDA, H. (1979) — Ecological studies of Collembolan populations in a pine forest soil. III. The life cycles and population dynamics of some surface dwelling species. *Pedobiologia*, **19**, 34-47.

TAMURA, H. (1976) — Population studies on *Folsomia octoculata* (Collembola : Isotomidae) in a subalpine coniferous forest. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **13**, 69-91.

USHER, M. B. (1970) — Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Collembola. *Pedobiologia*, **10**, 224-236.

USHER, M. B. (1976) — Aggregation responses of soil arthropods in relation to the soil environment. In : ANDERSON, J. M. & MACFADYEN, ed. *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, 61-94.

VANNIER, G. (1973) — Incidence du climat sur les Microarthropodes d'un sol forestier en région tempérée. *Bull. Ecol.*, **4**, 151-185.

VANNIER, G. (1978) — Les principaux groupes de Microarthropodes : importance numérique et relation avec le régime hydrique stationnel. In : LOSSAINT, P. et RAPP, M., La forêt méditerranéenne de chênes verts : 129-185. LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F. (ed.). *Problèmes d'écologie. Ecosystèmes terrestres*, Masson, Paris, 1-345.

WEBB, N. R. (1978) — Observations on *Steganacarus magnus*. General biology and life cycle. *Acarologia*, **19**, 686-696.